

УДК 576.895.421 : 591.52

ОРИЕНТАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ИКСОВОГО КЛЕЩА  
*HYALOMMA ASIATICUM* В УСЛОВИЯХ ПУСТЫНИ

С. А. Леонович

На основании поведенческих опытов, электронно-микроскопических исследований и анализа литературы по физиологии органов зрения клещей *H. asiaticum*, автором предлагается и обосновывается механизм их ориентации в естественных условиях, сформировавшийся в результате скоррелированного развития оптической системы глаз и поведения клещей.

Проблемы, связанные с ориентацией кровососущих членистоногих в естественных условиях, помимо чисто теоретического имеют и большое прикладное значение, так как одним из аспектов ориентации является способ отыскания кровососом потенциального прокормителя. Выяснение механизмов ориентации, таким образом, позволяет разрабатывать оптимальные методы защиты от кровососов. Наряду с морфофизиологическими особенностями, определяющими способности данного животного к ориентации в среде (устройство и работа органов чувств), его ориентационные механизмы включают также выработанный в ходе эволюции комплекс поведенческих реакций. Поэтому целесообразно рассматривать морфофизиологические, экологические и этологические аспекты ориентации в совокупности. К сожалению, ориентационному поведению кровососущих клещей, в частности выяснению механизмов ориентации, в настоящее время уделяется недостаточное внимание, что объясняется существующей разобщенностью между морфофизиологическими и этологическими исследованиями, не позволяющей проанализировать данные наблюдений и поведенческих опытов с достаточной полнотой.

Клещ *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl., типичный обитатель пустынь Средней Азии, характеризуется активно-подвижным образом жизни на стадии имаго и является массовым паразитом скота в указанном регионе. Ряду сторон его поведения посвящен цикл работ (Купрессова и др., 1977; Плеханов и др., 1977; Романенко, 1977, 1979), в которых была установлена ведущая роль зрения в ориентации этого клеща. Вместе с тем в морфологических работах, касавшихся тонкого строения органов зрения клещей, в том числе *Hyalomma* (Phillis, Cromroy, 1977; Леонович, 1979), была показана крайняя примитивность строения глаз, что не позволяло признавать за ними сколько-нибудь высоких функциональных параметров.

С целью объяснения указанного противоречия и выяснения механизмов ориентации клещей автором был поставлен ряд поведенческих опытов, а строение глаз проанализировано с позиции параметров их оптической системы. Результаты этого исследования с одновременным учетом полученных ранее другими авторами данных и составили содержание настоящей статьи.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Тонкое внутреннее строение органов зрения *H. asiaticum* методами электронной микроскопии было проведено нами ранее (Леонович, 1979, «Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей», 1979). Поведенческие

опыты и наблюдения проводили в апреле—мае 1980 и 1982 гг. в пустыне Каракум, вблизи Репетекского заповедника. Живые самцы и самки клещей отлавливались в природе непосредственно перед экспериментами. Всего было использовано несколько сотен клещей, при примерно равном соотношении самцов и самок (точное число клещей в отдельных опытах указано ниже). Кроме наблюдений, автор проводил киносъемку на черно-белую пленку кинокамерой «Лада», с последующим анализом изображения на монтажном столике. Опыты проводились в вечерние и утренние часы, при температуре почвы в пределах 20—35 °С. Точное время проведения каждого опыта (до минуты) фиксировалось, одновременно записывали температуру воздуха, почвы, направление ветра и направление на солнце относительно клеща и мишени.

Основу поведенческих опытов составил метод изучения траекторий движения клещей при маскировке отдельных органов чувств, с последующей статистической обработкой данных, что позволило нам получить среднестатистические траектории движения клещей к привлекающему объекту после тех или иных операций над клещом.

С целью точной фиксации траекторий движения клещей опытный участок размечался мелкими предметами (частями спичек) на квадраты 10×10 или 20×20 см, и при беге клеща его траектория по возможности точно наносилась на соответствующим образом разлинованную бумагу. Было обнаружено, что методически наиболее удобным является привлечение клещей к человеку с расстояния в 2 м (при этом из 140 поочередно выпущенных клещей все пришли к человеку).

При последующей статистической обработке на изображении каждой траектории фиксировали следующие параметры (рис. 1).

1. Координаты каждой точки поворота (в случае, если клещ двигался не прямолинейно) налево  $ml_i$  и направо  $mr_i$ , т. е. расстояние по перпендикуляру от прямой, соединяющей точку выпуска  $T$  с центром мишени  $M$  до точки поворота налево  $dl_i$  и направо  $dr_i$ , а также расстояния

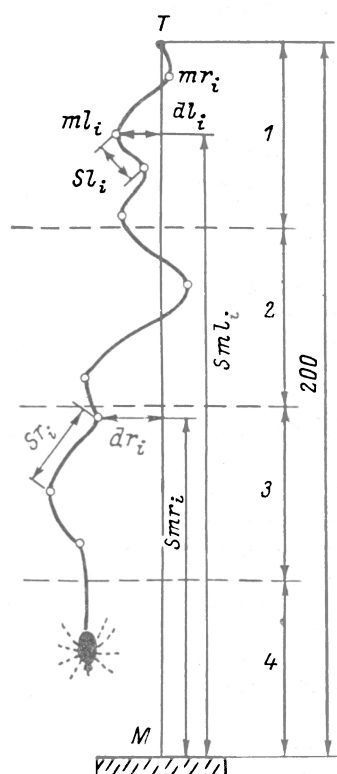


Рис. 1. Параметры траектории ориентированного движения клеща, использованные при статистической обработке.

Объяснения см. в тексте.

от перпендикуляров, опущенных на прямую  $TM$ , из каждой точки поворота до точки  $M$  (соответственно  $Sml_i$  и  $Smr_i$  (рис. 1).

2. Длину отрезков пути, пройденного клещом после каждого поворота налево  $Sl_i$  и направо  $Sr_i$ .

Расстояние  $TM$ , равное 200 см, было разделено на 4 отрезка по 50 см (рис. 1, 1—4), и в пределах каждого из отрезков рассчитывали среднее число поворотов  $m_{cp}$  и суммарные пути, проходившиеся после поворотов направо ( $\Sigma Sr1 = Sr1_1 + Sr1_2 + \dots + Sr1_n$ ),  $\Sigma Sr2$ ,  $\Sigma Sr3$ ,  $\Sigma Sr4$ , и налево ( $\Sigma Sl1 = Sl1_1 + Sl1_2 + \dots + Sl1_n$ ),  $\Sigma Sl2$ ,  $\Sigma Sl3$ ,  $\Sigma Sl4$ . Точки поворотов направо наносили на координатную бумагу (в каждом случае суммировали не менее 10—15 траекторий) и проводили среднюю линию, на которой с наибольшей вероятностью совершались повороты направо. То же делали для поворотов налево. Затем между двумя средними линиями проводили траекторию движения с учетом числа поворотов  $m_{cp}$  на каждом из отрезков (1—4) линии  $TM$  (рис. 1), а также с учетом суммарного пути, пройденного на данном участке после поворотов налево и направо. Полученные таким образом среднестатистические траектории движения клещей сравнивали между собой по критерию  $X^2$ .

Были проведены расчеты средних траекторий для следующих групп клещей.

1. Контроль. Выбрано 20 траекторий движения разных особей, полученных в различающихся по температуре, времени, направлению ветра и направлению на солнце условиях. Кроме того, рассчитано 10 траекторий при последовательных выпусках одного клеща из одной точки.

2. Клещи с удаленными органами Галлера (ампутированными тарзальными члениками передних ног) — 10 траекторий, 8 клещей.

3. Клещи с покрашенными глазами. Закрашивание проводили черным лаком под биноклем, после чего метили клещей краской в зависимости от того, какой глаз был покрашен.

- а) Клещи с покрашенным левым глазом (16 особей, рассчитано 15 траекторий).

- б) Клещи с покрашенным правым глазом (28 особей, расчет по 15 траекториям).

- в) Клещи с покрашенным левым и правым глазом. В этом случае беспорядочный характер перемещения клещей не позволил нам вычислить среднюю траекторию. То же касается группы с покрашенными глазами и удаленными органами Галлера (изучено соответственно 24 и 12 особей).

4. Клещи с покрашенным правым глазом и удаленными органами Галлера (12 клещей, рассчитано 15 траекторий).

До нашего исследования было установлено, что клещи для дистантной ориентации используют глаза, удаление же обонятельных органов Галлера не влияло на подход клеща к прокормителю с расстояния в метры (Плеханов и др., 1977). Клещ начинал целенаправленно двигаться к любому предмету, контрастно выделявшемуся на фоне пустыни, вне зависимости от природы этого предмета, если угловые размеры объекта превышали  $10^\circ$ . При угловых размерах свыше  $20^\circ$  большинство клещей в опытах приходило к такому предмету (Романенко, 1977). Клещ двигался к цели зигзагообразно, последние 50 см при движении к человеку бежал по прямой (Плеханов и др., 1977). По мнению указанных авторов, клещи способны были также ориентироваться по Солнцу и обладали «кратковременной памятью». Безглазые клещи теряли способность к ориентированному движению.

Очевидно, что для выяснения механизма ориентации приведенных выше феноменологических данных недостаточно, что и заставило нас поставить опыты с маскировкой не только обоих, но и одного из глаз, а также провести расчет траекторий движения клещей.

### СПОСОБЫ БЕГА КЛЕЩЕЙ

Наблюдения и анализ киноматериалов позволили установить, что в природных условиях клещи используют по крайней мере 2 разных способа бега, условно названных нами «поисковый бег» и «бег в укрытие». При поисковом беге клещ перемещается главным образом на трех парах ног, поднимая переднюю пару вверх — в стороны, при этом наклоняя тело вперед так, что угол между поверхностью субстрата и плоскостью тела составляет примерно  $10-15^\circ$ . Закрашивание глаз или удаление органов Галлера не влияет на принцип бега. При «беге в укрытие» клещ движется на всех ногах, тело держит горизонтально, «рыскающий», как при поисковом беге, не совершает. Он не способен отвлекаться на стимуляцию, а при «поисковом беге» мгновенно реагирует на изменение положения привлекающего объекта с расстояний в 2 м и менее. При длительном преследовании объекта, а иногда по неясным причинам, поисковый бег может сменяться «бегом в укрытие». Последний в природных условиях обычно заканчивается тем, что клещ, наткнувшись на препятствие, замирает, или прячется в корнях кустарников. Можно предположить, что «бег в укрытие» вызывается появлением каких-либо неблагоприятных условий эндо- или экзогенного характера, не позволяющих инициировать «поисковый бег».

## ТРАЕКТОРИИ ДВИЖЕНИЯ КЛЕЩЕЙ ПРИ ПОИСКОВОМ БЕГЕ

Усредненная траектория движения контрольных клещей к человеку показана на рис. 2, а. Положение солнца, направление ветра и колебания температуры в диапазоне 20—35°, как показали расчеты, не влияло на характер траектории. Сравнение по критерию  $X^2$  показало, что средняя траектория движения клещей с удаленными органами Галлера не различалась от выше-

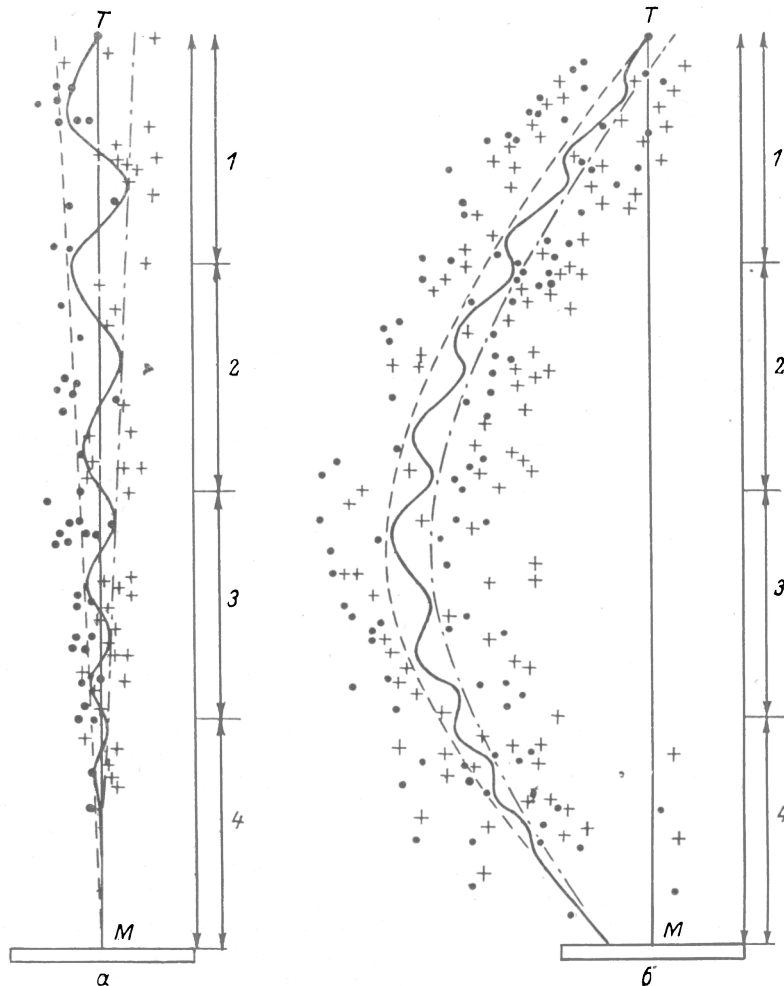


Рис. 2. Среднестатистические траектории ориентированного движения клещей к человеку с расстояния 2 м в контроле (а) и с закрасненным правым глазом (б).

Обозначения, как на рис. 1.

а —  $n=10$ ,  $\Sigma Sr1=34.9 \pm 4.0$ ;  $\Sigma SI1=34.0 \pm 2.9$ ;  $m_{cp1}=2.9 \pm 0.3$   
 $\Sigma Sr2=23.4 \pm 8.3$ ;  $\Sigma SI2=24.2 \pm 8.5$ ;  $m_{cp2}=2.4 \pm 0.4$   
 $\Sigma Sr3=21.6 \pm 7.6$ ;  $\Sigma SI3=34.6 \pm 12.2$ ;  $m_{cp3}=3.9 \pm 1.3$   
 $\Sigma Sr4=24.0 \pm 8.2$ ;  $\Sigma SI4=22.6 \pm 7.9$ ;  $m_{cp4}=1.1 \pm 0.4$ .

Расстояние прямого бега  $48.6 \pm 5.4$ , суммарный путь  $S_0=227 \pm 3$

б —  $n=15$ ,  $\Sigma Sr1=63.4 \pm 6.0$ ;  $\Sigma SI1=18.1 \pm 1.8$ ;  $m_{cp1}=5.8 \pm 0.6$   
 $\Sigma Sr2=47.2 \pm 3.5$ ;  $\Sigma SI2=27.4 \pm 5.5$ ;  $m_{cp2}=5.5 \pm 0.6$   
 $\Sigma Sr3=19.7 \pm 2.9$ ;  $\Sigma SI3=38.8 \pm 4.3$ ;  $m_{cp3}=4.8 \pm 0.5$   
 $\Sigma Sr4=18.6 \pm 2.7$ ;  $\Sigma SI4=46.1 \pm 4.0$ ;  $m_{cp4}=3.9 \pm 1.9$

Максимальное отклонение дуги  $50.3 \pm 3.3$  на расстоянии от объекта  $93.3 \pm 5.8$  Суммарный путь  $S_0=281 \pm 6$ .

приведенной с достоверностью 95 %. То же касалось и средней траектории движения клеща при выпусках, последовательно производившихся друг за другом из той же точки.

Клещи с закрасненными глазами после выпуска начинали двигаться, часто резко меняя направление движения, совершая полные повороты. При этом они обнаруживали человека лишь случайно, приблизившись к нему вплотную (см. таблицу).

Некоторые характеристики движения клещей  
при поисковом беге к человеку с расстояния в 2 м

Состояние клещей	Количество наблю- давшихся клещей (количество опы- тов)	Из них пришли к цели	Процент клещей, пришедших к объ- екту	Количество полных оборотов на все наблюдения	Среднее количе- ство поворотов на 360° на одну траекторию	Из них по часовой стрелке	В процентах	Из них против часовой стрелки	В процентах
Контроль	140	140	100	—	—	—	—	—	—
Левый глаз закрашен	16	9	56.3	23	$1.4 \pm 1.2$	4	17	19	83
Правый глаз закрашен	28	17	60.7	51	$1.8 \pm 1.1$	43	85	8	15
Оба глаза закрашены	24	3	12.5	55	$2.3 \pm 1.4$	26	47	29	53

Средняя траектория движения клещей, у которых закрашен только один глаз, представлена (на примере правого глаза) на рис. 2, б. Сравнение по критерию  $X^2$  показало, что средняя траектория движения клещей без левого глаза не отличается достоверно от приведенной, представляя собой как бы зеркальное отражение последней (прогиб дуги направлен налево, в сторону отсутствующего глаза, а не направо относительно точки выпуска, как на рис. 2, б). Удаление органов Галлера не повлияло на характер средней траектории. Клещи, лишенные одного из глаз, иногда совершали полные обороты, преимущественно в сторону закрашенного глаза (см. таблицу).

#### ГЛАЗА Н. ASIATICUM КАК ОПТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Парные глазные линзы органов зрения клещей располагаются на идиосоме по бокам спинного щитка, расстояние между ними составляет 1.7—2 мм или более, в зависимости от размеров тела конкретной особи. Линза представляет собой почти правильную полусферу, прозрачную для видимого света, что хорошо видно на толстых срезах неокрашенной нефиксированной кутикулы. Строение кутикулы в районе линзы у иксодовых клещей отличается наличием мелких упорядоченных плотно упакованных канальцев (Phillis, Cromroy, 1977). Под линзой расположена группа светочувствительных клеток, занимающая площадь, меньшую диаметра линзы, примерно в ее середине. Гистологическое строение глаз подробно описано в работе Леоновича (1979). Существенным для понимания работы глаза является то, что рабдиты всех фоторецепторных клеток размещаются в общей области, и следовательно, любой луч света, прошедший через линзу, должен возбуждать все или большинство зрительных клеток глаза. Иными словами, такой глаз способен различать только уровень освещенности. И в самом деле, электрофизиологическое исследование глаз хиаломмы показало, что они реагируют только на уменьшение или увеличение мощности светового потока, причем полярность суммарной электроретинограммы при этом различна (Плеханов и др., 1977).

Толщина полусферической глазной линзы хиаломмы сравнима с радиусом ее кривизны (Леонович, 1979). Для линз такого типа характерна чрезвычайно сильная сферическая абберрация: лучи света, попадающие на подобную линзу вне главной оптической оси (т. е. прямой, проходящей через центры кривизны наружной и внутренней поверхностей линзы) за счет преломления сильно отклоняются и через линзу практически не проходят. Весьма вероятно, что группа светочувствительных клеток глаза, располагающаяся под нижней плоскостью линзы в ее середине, находится именно в оптическом центре линзы.

Проведенные с помощью растрового микроскопа измерения показали, что плоскость линзы располагается так, что угол наклона между ней и плоскостью, параллельной дорсовентральной (горизонтальной) плоскости тела, составляет  $30^\circ$  (угол  $\alpha$  на рис. 3), а между плоскостью линзы и сагиттальной плоскостью —  $20^\circ$  (угол  $\beta$  на рис. 3). Иными словами, главная оптическая ось каждой линзы «смотрит» на  $20^\circ$  в сторону и на  $30^\circ$  вверх, если рассматривать клеща строго

спереди (рис. 3). Учитывая особенности строения линзы, можно с большой долей вероятности предположить, что оптимальная видимость обеспечивается лишь тогда, когда лучи попадают на линзу с направления главной оптической оси или небольшого телесного угла вблизи нее, составляющего не более  $5-10^\circ$ .

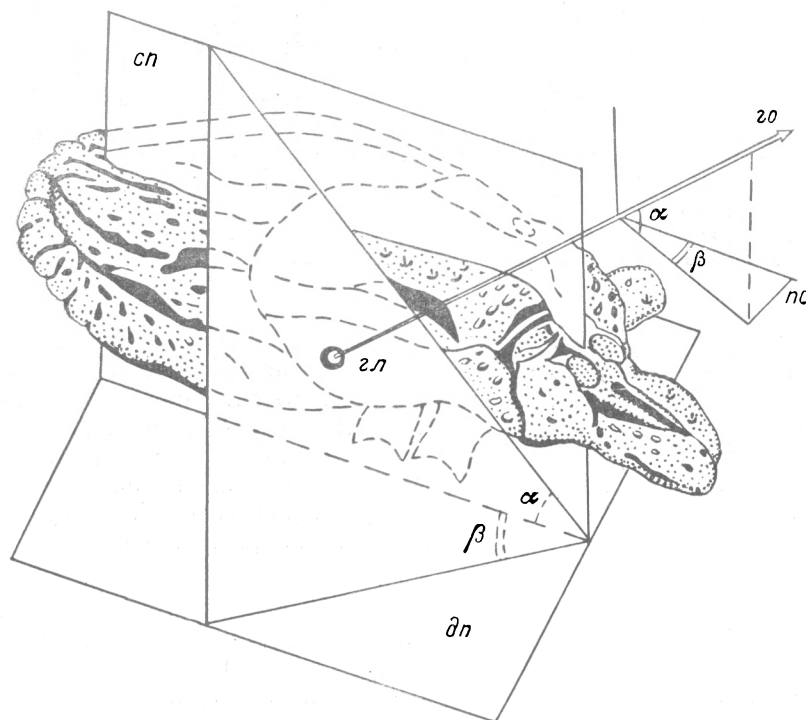


Рис. 3. Расположение главной оптической оси ( $zo$ ) глазной линзы ( $zl$ ) относительно дорсо-вентральной ( $dn$ ) и сагиттальной ( $cn$ ) плоскостей и продольной оси тела ( $no$ ) клеща.

### МЕХАНИЗМ ЗРИТЕЛЬНОЙ ОРИЕНТАЦИИ

«Обнаружение» клещом объекта равносильно тому, что падение освещенности из телесного угла со стороны объекта достаточно для того, чтобы вызвать ответ зрительных клеток глаза. Однако для последующего ориентированного движения в сторону контрастного предмета должен существовать механизм, сочетающий определенную последовательность поведенческих актов клеща с работой его зрительного аппарата.

Анализ траекторий движения клещей с учетом расположения оптических осей глаз и принципа их работы позволяет нам предложить следующую модель.

Предположим, что поисковый бег клеща регулируется двумя сигнальными факторами: 1) падение освещенности, регистрируемое глазом, служит сигналом к движению клеща вперед; 2) увеличение уровня освещенности, регистрируемое глазом, служит сигналом к повороту, производимому в сторону глаза, ранее адаптированного к затемнению. Основанием к такому предположению служит разный характер электроответа на увеличение и уменьшение освещенности (Плеханов и др., 1977).

Заметим, что на ровной поверхности клещи обнаруживают контрастный предмет, если его угловые размеры превышают  $10^\circ$  по вертикали, а при размерах от  $20^\circ$  и более основная часть клещей приходит к такому объекту (Романенко, 1977). Главная оптическая ось каждой линзы, однако, наклонена к дорсо-вентральной плоскости тела клеща под углом  $30^\circ$  (рис. 3). Но если учесть, что при поисковом беге тело клеща наклонено вперед под углом в  $10-15^\circ$ , то получим оптимальный угловой размер по вертикали порядка  $15-20^\circ$ , а минимально доступный — не менее  $10^\circ$  (рис. 4). Это достаточно точно совпадает с поведенческими данными, принимая во внимание некоторую приблизительность определения угла наклона тела клеща при поисковом беге.

Появление контрастного предмета в поле зрения одного из глаз, согласно нашим представлениям, вызовет движение клеща вперед. В силу того, что оптические оси глаз направлены под углом  $20^\circ$  к продольной оси тела в горизонтальной плоскости, прямое движение клеща с относительно больших расстояний на объект невозможно: он всегда будет вынужден двигаться под некоторым углом (например, в наших опытах, принимая «ширину» человека за 40 см, этот угол на расстоянии 2 м будет находиться, как показали расчеты, в пределах от  $10$  до  $30^\circ$ ). После перемещения вперед уровень освещенности в ранее затемненном глазу повысится — объект «выпадет» из поля зрения.

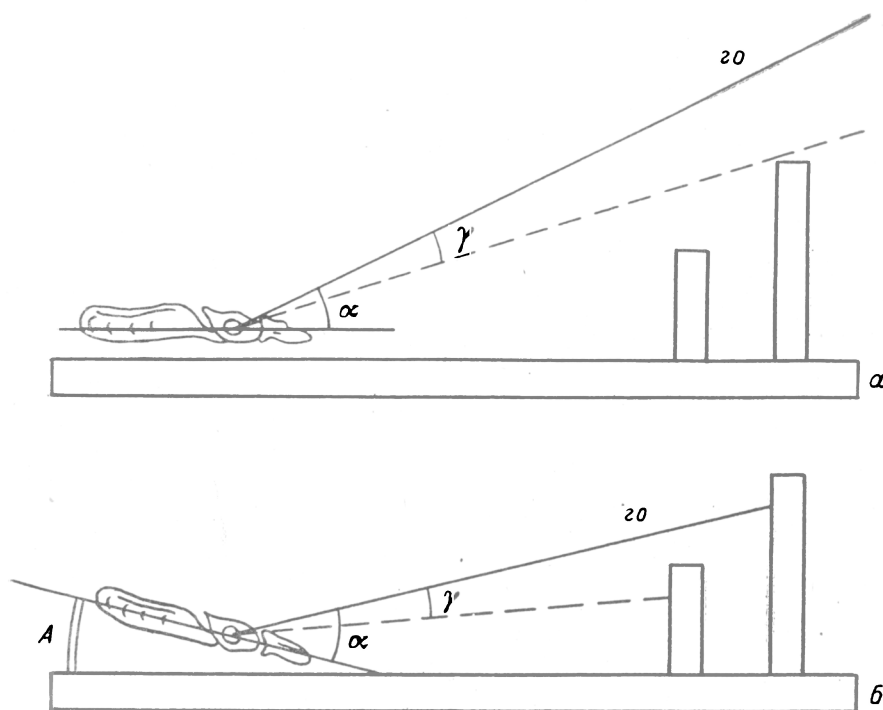


Рис. 4. Положение главной оптической оси по вертикали при горизонтальном положении клеща (а) и при поисковом беге (б).

$A$  — угол наклона тела клеща,  $\gamma$  — угол оптимальной видимости вблизи главной оси. Обозначения, как на рис. 3.

Ответ глаза на увеличение освещенности с направления главной оптической оси вызовет поворот клеща в сторону ранее затемненного глаза, что снова приведет к затемнению этого же или другого глаза, и заставит клеща двигаться вперед, после чего вся картина повторится. На рис. 5 показано движение клещей, соответствующее описанным представлениям, при освещении—затемнении глаз с направления оптических осей попеременно (сплошная траектория) и одного и того же глаза (прерывистая траектория).

При приближении клеща к цели угловые размеры последней относительно каждого нового местоположения клеща возрастают. Клещ, таким образом, будет приближаться к объекту по кривой линии с отклонениями влево-вправо, которые будут все меньшими, и, начиная с дистанции, на которой расстояние между оптическими осями совпадет с размером объекта по горизонтали, будет двигаться по прямой (рис. 5). При беге к человеку, принимая его ширину за 40 см, по тангенсу угла между осями ( $40^\circ$ ) находим, что это расстояние должно составлять примерно 50 см. Именно это и наблюдается (см. подпись к рис. 2, а). При сравнении рис. 5 и 2, а видно, что характер траектории и ряд ее количественных параметров хорошо совпадают с рассчитанными в рамках нашей модели.

Если интактный глаз имеется лишь с одной стороны, на больших расстояниях от цели клещ после поворота в сторону этого глаза «потеряет» объект

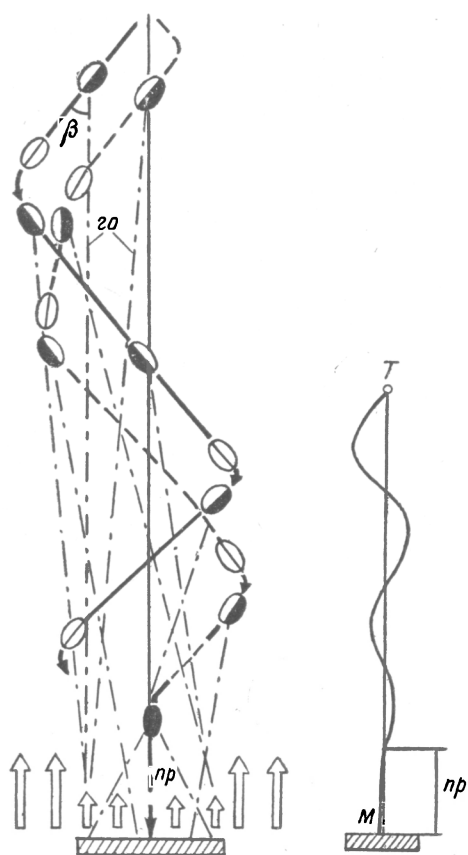


Рис. 5. Механизм зрительной ориентации клеща на контрастный предмет.

Овал — условно клещ, закрашена сторона, с которой контрастный предмет находится на главной оптической оси глаза или в телесном углу вблизи нее. Внизу стрелки — падение освещенности на предмете, справа — теоретическая траектория.  $np$  — расстояние прямого бега. Остальные обозначения, как на рис. 1—4. Объяснения в тексте.

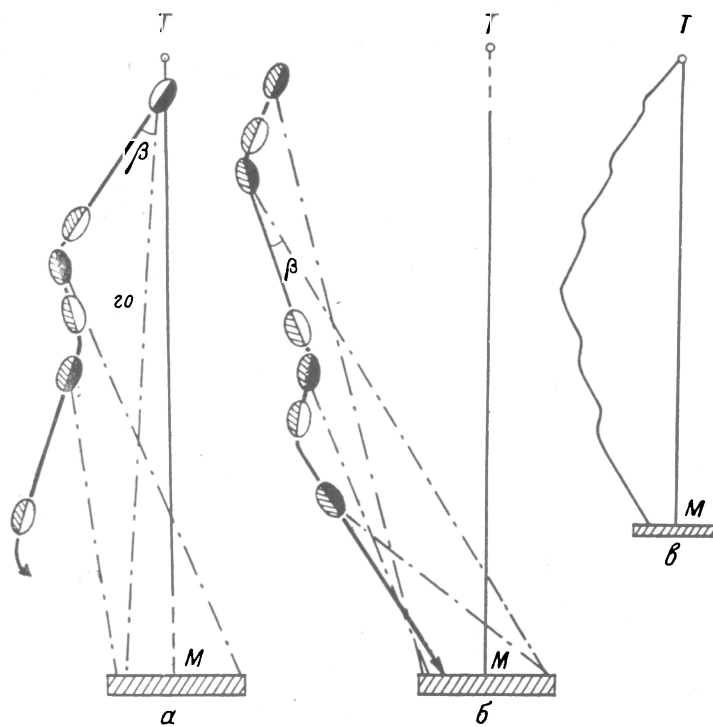


Рис. 6. Механизм зрительной ориентации клеща с закрашенным правым глазом (заштрихованная половина овала) вдали от цели (а), вблизи нее (б), и общий вид теоретической кривой (в).

Обозначения, как на рис. 1—5. Объяснения в тексте.



из виду, пройдя весьма малое расстояние (рис. 6, а). Возможно, при этом за небольшой временной промежуток затемнения глаз не успевают адаптироваться, что, вероятно, и вызывает смену направления поворота. (Глаза хиаломмы относятся к медленно адаптирующимся — Плеханов и др., 1977). После поворота в сторону закрашенного глаза клещ должен проходить путь больший (рис. 6, а), и за счет этого уходить в сторону от цели. Корректируя направление по мере приближения к объекту, клещ должен подойти к нему по дуге, причем на ближнем к цели отрезке соотношение расстояний, проходимых после поворота налево и направо должно поменяться на противоположное (рис. 6, б). Следовательно, общий вид траектории должен примерно соответствовать приведенному на рис. 6, в, что и наблюдается (см. рис. 2, б).

В случае «перекорректировки» — слишком интенсивного поворота, клещ может проскочить оптимальный угол и продолжать поворачивать до тех пор, пока интактный глаз вновь не среагирует на затемнение, что должно приводить к совершению полных оборотов, причем, главным образом, в сторону отсутствующего глаза (см. таблицу). Контрольные клещи оборотов не совершают (см. таблицу).

Таким образом, видно, что высказанные предположения о роли освещения и затемнения как сигнальных факторов, с учетом морфофизиологических особенностей глаз и строения их оптических систем, позволяют достаточно корректно объяснить механизм зрительной ориентации клещей с использованием весьма несовершенных органов зрения.

Предлагаемая модель механизма ориентации хиаломм отражает, вероятно, упрощенный случай ориентации на ровной площадке. При сложном микро-рельефе не исключено, возможно, и включение реакции ориентации по солнцу, помогающей «запоминать» направление на объект (Плеханов и др., 1977).

Ориентированное движение на контрастный предмет не является, строго говоря, реакцией поиска прокормителя, хотя и может входить в ее состав. Она имеет более широкое приспособительное значение как одна из адаптаций к обитанию в открытых аридных биотопах. В определении же прокормителя на небольших расстояниях несомненно участвуют и органы обоняния.

Заметим, что вышеописанный механизм ориентации не укладывается в классическую схему таксисов, где предполагается выравнивание положения тела относительно источника раздражения, осуществляемое разными путями (Fraenkel, Gunn, 1940). Можно предположить, что он развился из реакции «негативного фототаксиса», так как по конечным результатам сходен с этой реакцией.

### Л и т е р а т у р а

- А т л а с электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / Под ред. Ю. С. Балашова. Л., Наука, 1979. 256 с.
- К у н р е с с о в а В. Б., Т р о ф и м о в Л. Г., Р о м а н е н к о В. Н. Роль зрения в ориентации имаго *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. — В кн.: Управление поведением животных. М., Наука, 1977, с. 172—173.
- Л е о н о в и ч С. А. Ультраструктура глаз иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. — Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 3, с. 437—439.
- П л е х а н о в Г. Ф., К у н р е с с о в а В. Б., Т р о ф и м о в Л. Г., Р о м а н е н к о В. Н. Поведение клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. при поиске объектов питания. — В кн.: Этология насекомых и клещей. Томск, изд. ТГУ, 1977, с. 87—108.
- Р о м а н е н к о В. Н. Поведение клеща *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl. — В кн.: Матер. региональн. научн.-практ. конф., секция естеств. наук. Томск, изд. ТГУ, 1977, с. 7—9.
- Р о м а н е н к о В. Н. Экологические аспекты ориентации клеща *Hyalomma asiaticum asiaticum* P. Sch. et E. Schl. — В кн.: Пространственная ориентация насекомых и клещей. Томск, изд. ТГУ, 1979, с. 100—109.
- Ф р а е н к е л G. S., G u n n D. L. The orientation of animals. Oxford, 1940. 352 p.
- Р h i l l i s W. A., С r o m b o y H. L. The microanatomy of the eye of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) and resultant implications of its structure. — J. Med. Entomol., 1977, vol. 15, N 6, p. 685—698.

THE ORIENTATIONAL BEHAVIOUR OF THE TICK *HYALOMMA ASIATICUM*  
IN A DESERT

S. A. Leonovich

S U M M A R Y

The orientational behaviour of the imago of ticks in natural conditions is based on the optimal using of relatively primitive eyes with the development of a specific mechanism of orientation. A statistical study of tracks of ticks together with the analysis of the optical system and functional possibilities of the eyes have made it possible for the author to suggest a model of orientational mechanism based on different signal meanings of increasing and decreasing of light intensity registered by the eyes from the direction of their main optical axes.

---